Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 33—57	Bonn, Juni 1996

Die Zahl der Schmelzschichten in den Inzisiven bei den Lagomorpha und ihre systematische Bedeutung

Wighart v. Koenigswald

Abstract. The incisor enamel distinguishes the lagomorph families Ochotonidae and Leporidae (Leporinae, Archaeolaginae, and Paleolaginae). The one-layered enamel found in leporids is contrasted by a multi-layered enamel in ochotonids. This observation falsifies the often cited statement that incisor enamel in Lagomorpha is always one-layered and a two-layered enamel is typical only for Rodentia. The number of layers, however, is of little significance unless the enamel types composing the schmelzmuster are identified. The position of the enamel types within the multi-layered schmelzmuster differs between Ochotonidae and Rodentia. The schmelzmuster of leporids and ochotonids can be traced back into the Eocene. The number of layers within the schmelzmuster is discussed based on a comparison with the evolution of enamel in other mammals. The one-layered enamel of the leporids including *Lepus* is regarded as more derived than the multi-layered enamel in ochotonids (and Rodentia).

Key words. Lagomorpha, Rodentia, enamel structure, systematics.

Einleitung

Der Schmelz der Inzisiven von Rodentia und Lagomorpha ist zwar ein klassisches Forschungsobjekt (Tomes 1850, Korvenkontio 1934), aber dennoch ist das Potential für phylogenetische und biomechanische Interpretationen noch lange nicht ausgeschöpft. Einerseits werden bei einzelnen Nagetiergruppen immer noch neue Modifikationen des Grundbauplanes festgestellt (Wahlert & Koenigswald 1985, Koenigswald 1990, 1993; Martin 1992), andererseits ist man stellenweise bei der bisherigen phylogenetischen Ausdeutung dieses Merkmalkomplexes von einer falschen Lesrichtung ausgegangen. Das gilt besonders für die Zahl der Schichten im Schmelz der Inzisiven, die hier ausführlich diskutiert wird. Die klassische Annahme, daß dem (abgeleiteten) zweischichtigen Schmelz bei den Rodentia ein (primitiver) einschichtiger Schmelz bei den Hasen gegenübersteht, ist nämlich nach hier vorgelegten Beobachtungen an Ochotoniden unzutreffend, und die weithin angenommene — und zunächst logisch erscheinende — Polarität der Entwicklungsrichtung, nämlich von einschichtig zu mehrschichtig (Hartenberger 1985, Flynn 1994) erweist sich als revisionsbedürftig, weil die beteiligten Schmelztypen nicht berücksichtigt wurden.

Die Zahl der Schmelzschichten spielt eine besondere Rolle bei der Diskussion der verwandtschaftlichen Verhältnisse zwischen den Lagomorpha und den Rodentia sowie deren Beziehungen zu den Mixodontia des Alttertiärs. Diese Arbeit zeigt, daß zwar die Zählung der Schmelzschichten allein unzureichend ist, aber zusammen mit einer Bestimmung der beteiligten Schmelztypen durchaus zuverlässig Unterschiede und verwandtschaftliche Beziehungen deutlich werden läßt.

Material und Methoden

Der besondere Vorteil bei der Analyse des Zahnschmelzes als Baumaterial ist, daß es an fossilem wie rezentem Material in gleicher Weise untersucht werden kann. Diagenetische Veränderungen sind auch über Millionen von Jahren meist sehr gering und, wenn sie auftreten, gut erkennbar. Diese Studie greift auf Untersuchungen von zahlreichen Schmelzproben aus dem Gesamtbereich der Mammalia zurück, die großenteils bereits an anderen Stellen publiziert wurden (z. B. Koenigswald 1980, 1993, 1994). Hier werden deswegen nur die untersuchten Materialien der rezenten und fossilen Lagomorpha angeführt. (Koe 000) bezeichnet die Nummern aus der Schmelzsammlung im Institut für Paläontologie der Universität Bonn, die den Beobachtungen zugrunde liegen.

Ochotonidae
Ochotona ater, rezent, keine Sammeldaten, ded. H. Moeller (Koe 645)
Ochotona collaris, rezent, Fairbanks, Alaska, ded. D. Guthrie (Koe 1988, 1989) [Abb. 2]
Ochotona princeps, rezent, Colorado (Koe 1644)
Ochotona pusilla, Jung-Pleistozän, Ranis, Thüringen (Koe 1415) [Abb. 1, 5]
Lagopsis sp., Miozän, Burgmagerbein 4, Süddeutschland, ded. K. Heißig (Koe 85)
Prolagus oeningensis, Unter-Miozän (MN 6), La Grive M, Frankreich (Koe 1060) [Abb. 3, 4, 17]
Prolagus sardus, Pleistozän, Mte S. Giovanni, Sardinien, ded. D. Torre (Koe 1441) [Abb. 6, 7, 8, 9]
Piezodus sp., Unter-Miozän, Gannat 03, Frankreich, ded. M. Hugeney (Koe 1416)
Titanomys sp., Unter-Miozän (MN 2), Poncenat, Frankreich, ded. M. Hugeney (Koe 1417)
Lagomorpha indet., Mittel-Eozän, Split Rock, S 36, T 29 N, B 90 W, Fremont Co., Wyoming, CM 15861 ded. M. Dawson (Koe 1650)

Leporidae
Lepus europaeus, rezent, Unterschmeien, Süddeutschland (Koe 30 und Koe 1004) [Abb. 10, 11, 12, 13]
Oryctolagus cunicilus, rezent, Montaigue le Blin, Frankreich (Koe 1061) [Abb. 18]
Hypolagus brachygnathus, Pliozän (MN 16), Rebielice 1, Polen, ded. K.Kowalski (Koe 1062)
Palaeolagus burkei, Oligozän (Late Orellan), Cook Ranch Local Fauna, ded. M. Dawson (Koe 1640)
Paleolagus hemirhizus, Oligozän (Early Orellan), Douglas, Wyoming, ded. M. Dawson (Koe 1645)
Palaeolagus sp., Oligozän (Orellan), Toadstool Badlands, Nebraska, ded. K. Hirsch (Koe 668) [Abb. 14]
Megalagus cf. *turgidus*, Oligozän (Late Orellan), Cook Ranch Local Fauna, ded. M. Dawson (Koe 1641)
Tachylagus ? sp., Ober-Eozän (Late Duchesnean), Diamant O Ranch, Montana, ded. J. Storr (Koe 1647) [Abb. 15]
Mytonolagus petersoni, Eozän (Uintan), Badwater locality 6, Wyoming, ded. M. Dawson (Koe 1646)
Mytonolagus sp. (near *petersoni*), Eozän (Uintan), Badwater locality 6, Wyoming, CM 16845 (in part), ded. M. Dawson (Koe 1445) [Abb. 16]
Lagomorpha indet., Unter-Miozän, Devon Field, ded. M. Dawson (Koe 1643).

Die Methode der Schmelzanalyse ist mehrfach beschrieben worden (Koenigswald 1980, 1993, Koenigswald et al. 1994, Martin 1992). Hier sei nur zusammengefaßt, daß das in Kunststoff eingegossene Zahnmaterial möglichst in allen drei Hauptrichtungen angeschliffen wird, um ein räumliches Bild der Strukturen zu gewinnen. Durch kurzes Anätzen werden die Schmelzprismen von der Interprismatischen Matrix differenziert. Die Beobachtung erfolgt am Auflichtmikroskop, besonders im Dunkelfeld sowie am Rasterelektronenmikroskop.

An wichtigen Begriffen und Abkürzungen, die bei der Schmelzbeschreibung immer wieder benutzt werden, seien hier angeführt:

Prismen: gebündelte Hydroxyapatitkristallite, kennzeichnend für den Säugetierschmelz

Interprismatische Matrix (IPM): gerichtete, aber nicht gebündelte Kristallite zwischen den Prismen

Schmelztypen: Schmelzbereiche mit einheitlicher Prismenanordnung

Schmelzmuster: räumliche Anordnung einer oder mehrerer Schmelztypen im Zahn

radialer Schmelz: Schmelztyp mit parallel angeordneten Prismen, die radial und okkusal ansteigen

tangentialer Schmelz: Schmelztyp mit parallel angeordeneten Prismen, die senkrecht zur Wachstumsrichtung des Zahnes stehen

Hunter-Schreger-Bänder (HSB): Schmelztyp mit Lagen von Prismen, die sich in einem mehr oder weniger großen Winkel überkreuzen

Inklination: Winkel zwischen den Prismen und dem Lot auf der Schmelz-Dentin-Grenze (EDJ)

PLEX: prismenlose Außenschicht

Portio interna (PI): innere Schmelzschicht in den Inzisiven der Rodentia

Portio externa (PE): äußere Schmelzschicht in den Inzisiven der Rodentia.

Nach Koenigswald et al. (1994) wird zwischen Schichten und Zonen im Schmelzmuster unterschieden. Schichten zeigen eine scharfe Abgrenzung, Zonen eine unscharfe. Bei der Zählung der Lagen wird hier auch von ein- bzw. zweischichtig gesprochen, wenn es sich nur um Zonen handelt.

Befunde

Da sich die Schmelzmuster der verschiedenen Zähne eines Gebisses auf der Ebene der Dentition erheblich unterscheiden können (Koenigswald & Clemens 1992), werden hier untere und obere Inzisiven getrennt beschrieben und Anmerkungen zu den Molaren/Prämolaren angefügt.

Ochotonidae

Der untere Schneidezahn

Ochotona pusilla, *princeps* und *collaris* zeigen in den unteren Schneidezähnen ein mehrschichtiges Schmelzmuster, das nur aus der kombinierten Betrachtung von Längs- und Querschnitten verständlich wird (Abb. 1 und 2). Im Querschnitt fällt zunächst eine breite Innenschicht auf, deren Prismen in radialen Reihen angeordnet sind. *Ochotona* zeigt noch eine dünne Außenschicht, in der sich Prismen und IPM kauflächenparallel überkreuzen.

Im Längsschnitt zeigt die breite Innenschicht eine Differenzierung in zwei etwa gleichdicke Zonen. Innen liegt ein echter radialer Schmelz, in dem die IPM in Platten im rechten Winkel zu den ansteigenden Prismen absinkt. Ohne scharfe Grenze setzen in der Mitte der Innenschicht schwach ausgebildete HSB ein. Sie zeigen die gleiche Inklination wie die Prismen des radialen Schmelzes, weisen aber nur eine schwache Prismenüberkreuzung auf. Deswegen sind die HSB im Querschnitt fast nicht zu erkennen. Im Längsschnitt sind diese HSB aber besonders bei streifendem Auflicht, in dem auch geringe Winkelunterschiede sichtbar werden, gut zu erkennen. Im tangentialen Anschliff wird die transversale Ausrichtung der HSB sichtbar. Die Bänder sind wenig scharf voneinander abgegrenzt und meist dünner als jene von *Lepus*.

Die äußere Schicht ist bei *Ochotona* im Querschnitt gut sichtbar, weil sich die Prismen mit einer dicken IPM überkreuzen. Es handelt sich nicht um HSB, weil die Prismen alle parallel ausgerichtet sind und sich nicht überkreuzen. Da die Prismen parallel zur Kaufläche liegen, muß dieser Streifen als tangentialer Schmelz bezeichnet werden. Er ist aber nur relativ schmal und geht nach außen in eine prismenlose Außenschicht, die PLEX („prismless external enamel"), über.

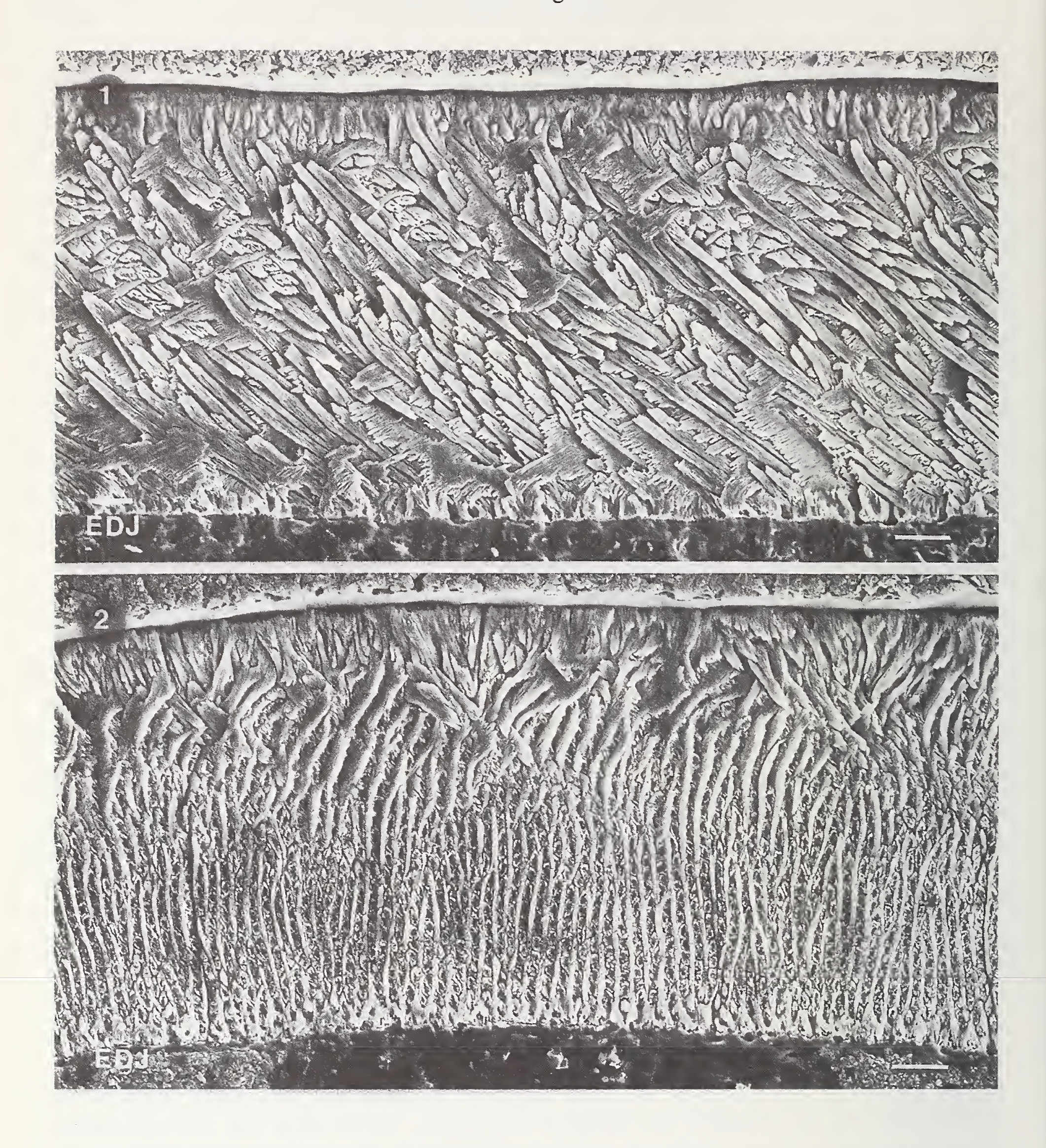


Abb. 1: *Ochotona pusilla*. Längsschnitt durch den unteren Inzisiv. Okklusalkante links. Schmelz-Dentin-Grenze (EDJ) unten. Ohne scharfe Grenze liegen über einer Zone von radialem Schmelz mäßig gut ausgebildete Hunter-Schreger- Bänder. Außen ist eine dünne Zone von tangentialem Schmelz sichtbar, die im Querschnitt (Abb. 2) deutlicher hervortritt (Koe 1415, 28869-72; Länge des Balkens 10 μm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze; der Pfeil weist in Richtung der Kaufläche).

Abb. 2: *Ochotona collaris*. Querschnitt durch den untern Inzisiv. Über der EDJ (unten) liegt ein radialer Schmelz, in dem die IPM radiale Platten zwischen den Prismenreihen bildet. Nur ganz schwach sind im radialen Schmelz die HSB zu erkennen. Außen liegt radialer Schmelz, in dem sich die Prismen mit der Interprismatischen Matrix (IPM) überkreuzen (Koe 1748, 28859-61; Länge des Balkens 10 μm).

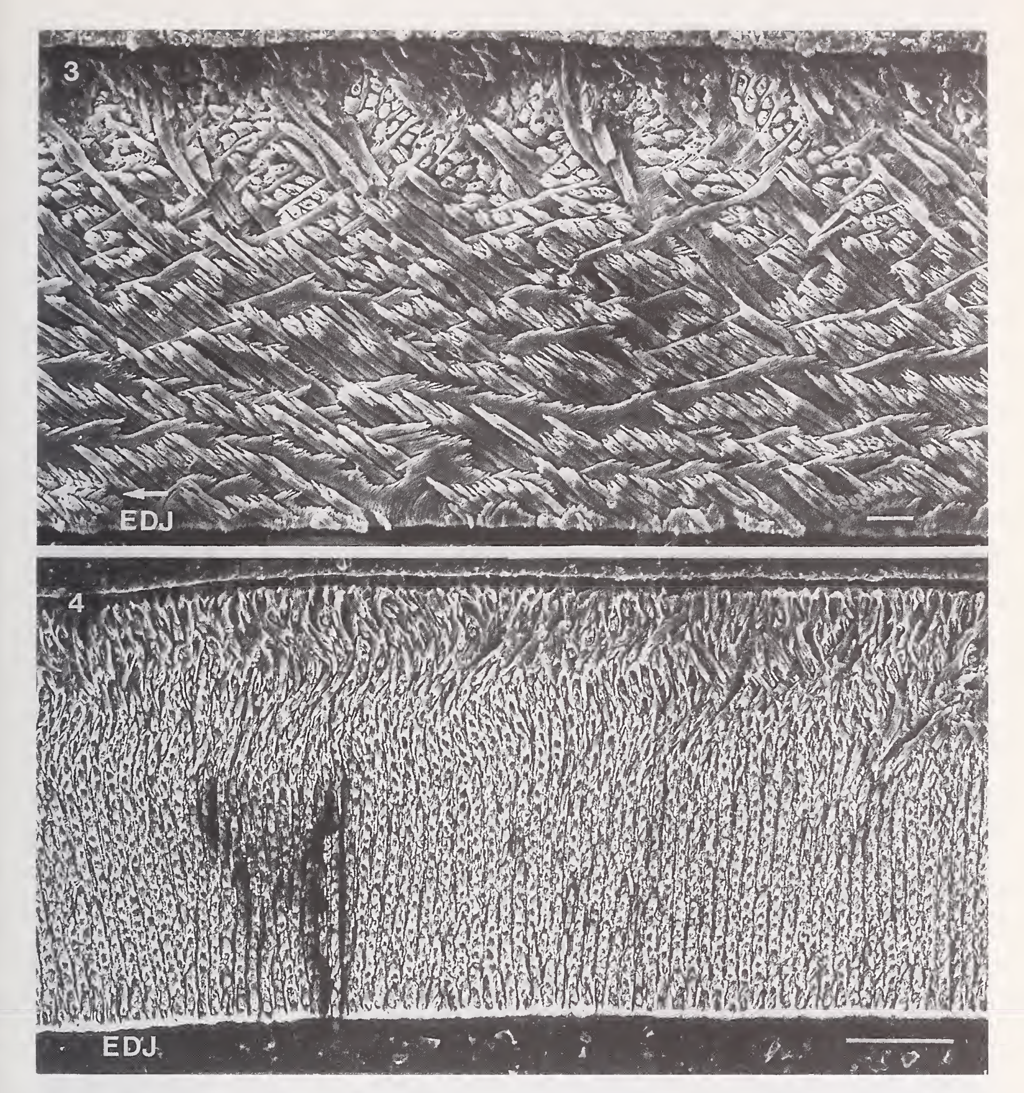


Abb. 3: *Prolagus oeningensis*. Längsschnitt durch den I inf. mit einem dicken radialen Schmelz innen und HSB außen. Im radialen Schmelz sind die IPM-Platten gut sichtbar (Koe 1060, 29344-46; Länge des Balkens 10 μm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze; der Pfeil weist in Richtung der Kaufläche).

Abb. 4: *Prolagus oeningensis*. Querschnitt durch den I inf. Im radialen Schmelz sind die IPM-Platten sichtbar und die HSB in der äußeren Zone (Koe 1060, 29353-55; Länge des Balkens 30 μm).

Piezodus sp. und *Titanomys* sp. aus dem Unter-Miozän zeigen in den unteren Schneidezähnen einen mehrschichtigen Schmelz mit radialem Schmelz innen, darüber eine etwa gleichdicke Schicht mit schwach ausgebildeten HSB und einem dünnen tangentialen Schmelz außen, wie er bei *Ochotona* beobachtet wurde.

Bei *Prolagus oeningensis* besitzt der untere Schneidezahn einen zweischichtigen Schmelz, wie der Längsschliff zeigt (Abb. 3). Auf der Innenseite liegt ein radialer Schmelz mit gut ausgebildeten IPM-Platten, der etwa in der halben Schmelzdicke in dicke HSB übergeht. Im Querschnitt überwiegt das Bild des radialen Schmelzes (Abb. 4), weil die HSB wegen ihrer starken Inklination, besonders bei schwacher Prismenüberkreuzung, schwer zu erkennen sind. Nur im äußersten Drittel der Schmelzdicke sind die HSB im Querschnitt gut sichtbar, zum mesialen wie lateralen Rand wird die Zone mit HSB allerdings breiter. Eine Außenschicht aus tangentialem Schmelz, wie sie bei *Ochotona* beobachtet wurde, scheint bei *Prolagus* nur ganz dünn ausgebildet zu sein oder ganz zu fehlen.

Der untere Schneidezahn von *Lagopsis* sp. zeigt einen deutlich zweischichtigen Schmelz mit radialem Schmelz innen und HSB außen.

Die oberen Schneidezähne

Bei *Ochotona* zeigt der große Schneidezahn des Oberkiefers, der I^2 (Abb. 5), in der breiten Innenzone einen radialen Schmelz, dessen Prismen in radialen Reihen zwischen IPM-Platten angeordnet sind. Stellenweise ist ein leichtes seitliches Abweichen aus der strengen radialen Richtung sichtbar. Dabei handelt es sich aber nicht um HSB (wie in den unteren Inzisiven) sondern um eine Tendenz, in der Innenzone einen tangentialen Schmelz zu bilden. Gegen den Außenrand hin ist eine Zone aus tangentialem Schmelz abgesetzt. Die Prismen knicken parallel zur Okklusalfläche ab und werden von der IPM, nicht aber von anderen Prismen, überkreuzt. Regelmäßig kann in einem speziellen Bereich, nämlich auf der mesialen Seite der tiefen Mittelrinne, eine Verdickung des äußeren tangentialen Schmelzes beobachtet werden, die bei *Ochotona* bis zur Hälfte der Schmelzdicke erreichen kann.

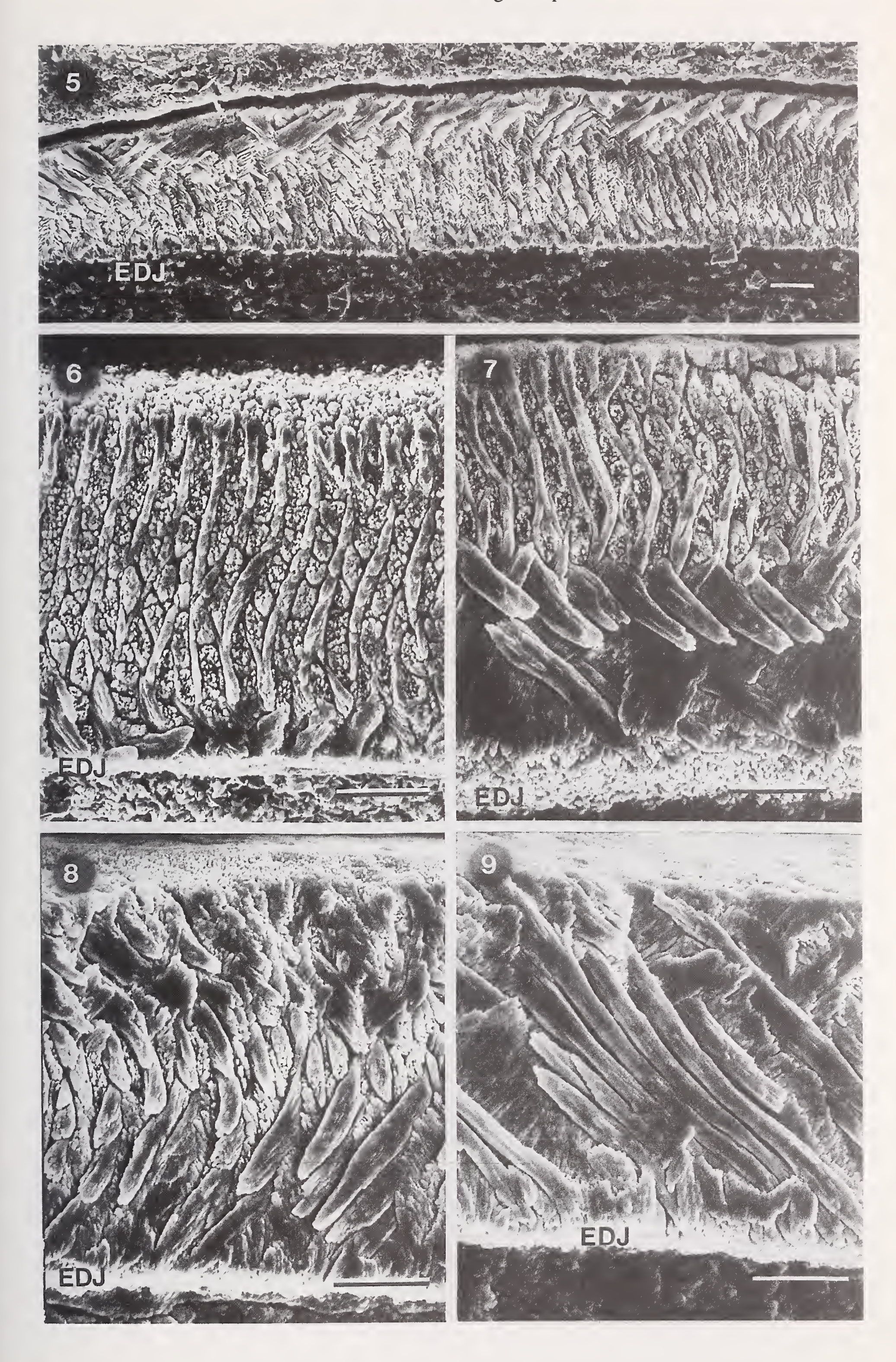
Der kleine Schneidezahn (I^3) zeigt an der Außenseite ebenfalls eine dünne Schmelzauflage, die durchgehend von radialem Schmelz gebildet wird. Hier stehen die Prismen ebenso in radialen Reihen von der IPM getrennt wie in der Innenzone der I^2.

Bei *Piezodus* sp. und *Tintanomys* sp. ist der Schmelz der oberen Schneidezähne sehr dünn (etwa 20 μ) und besteht vorwiegend aus radialem Schmelz. Der tangentiale Schmelz in der Außenzone konnte bei dem sehr begrenzten Untersuchungsmaterial nur stellenweise erfaßt werden. Damit stimmen diese beiden Gattungen grundsätzlich mit *Ochotona* überein.

Bei *Prolagus sardus* ist das Schmelzmuster der oberen Inzisiven wesentlich differenzierter. Der Schmelz ist mit maximal 50 μ auch deutlich dicker. Das Schmelzmuster zeigt besonders in der lateralen Erstreckung des Schmelzbandes deutliche Unter-

Abb. 5: *Ochotona pusilla*. Querschnitt durch den oberen Schneidezahn mit radialem Schmelz innen und tangentialem Schmelz außen. Die Verteilung der Schmelztypen wechselt im oberen Schneidezahn über die Länge des Schmelzbandes (Koe 1415, 29099-100; Länge des Balkens 10 μm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze).

Abb. 6—9: *Prolagus sardus*. Verschiedene Schmelzbandabschnitte des I sup. im Querschnitt. 6: Die ganze Schmelzdicke wird von radialem Schmelz gebildet (Koe 1441, 29092). 7: Über tangentialem Schmelz liegt radialer Schmelz (Koe 1441, 29093). 8: Zwischen einem inneren und einem äußeren tangentialen Schmelz liegt ein schmaler Streifen von radialem Schmelz (Koe 1441, 29096). 9: Die ganze Dicke des Schmelzbandes wird von (dem äußeren) tangentialen Schmelz eingenommen (Koe 1441, 29094; Länge der Balken 10 μm).


5
EDJ
6
EDJ
7
EDJ
8
EDJ
9
EDJ

schiede. In kurzen Abschnitten wird die gesamte Dicke des Schmelzbandes ausschließlich von radialem Schmelz (Abb. 6) gebildet. Häufig wird der radiale Schmelz allerdings von einer etwa ebenso dicken Innenschicht aus tangentialem Schmelz unterlagert (Abb. 7). An der mesialen Seite der Mittelfurche, wo auch bei *Ochotona* der äußere tangentiale Schmelz verbreitert ist, nimmt bei *P. sardus* der äußere tangentiale Schmelz die ganze Schmelzbanddicke ein (Abb. 8). Dazwischen kommt es in einem begrenzten Bereich zu einem dreischichtigen Schmelzbandabschnitt mit innerem tangentialen Schmelz, einem schmalen Streifen von radialem Schmelz und einem äußeren tangentialen Schmelz (Abb. 9). Die Zahl der Schichten wechselt also in den oberen Schneidezähnen mehrfach und wird von unterschiedlichen Schmelztypen gebildet. Diese Unterschiede treten nicht zufällig, sondern an topographisch definierbaren Stellen auf.

Mehrere Längschnitte durch *Prolagus oeningensis* haben radialen und tangentialen Schmelz gezeigt. Regelmäßige HSB sind in den oberen Inzisiven nirgends angetroffen worden, nur in sehr großen Abständen sind stellenweise nahe der Außenkante Bereiche mit leicht verstellten Prismen erkennbar.

Prämolaren und Molaren der Ochotoniden

Das Schmelzmuster der Molaren und Prämolaren ist bei *Ochotona* und *Prolagus* zweischichtig (Abb. 17). Stellenweise ist der Schmelz allerdings stark ausgedünnt und zeigt dann nur die innere Schicht. Die innere Schicht besteht aus einem radialen Schmelz, dessen Prismen in radialen Reihen mit dazwischen liegenden IPM-Platten angeordnet sind. Mit einer deutlichen Grenze abgesetzt, bildet ein irregulärer Schmelz die äußere Schicht. Enge Prismenbündel überkreuzen sich in verschiedenen Richtungen (Koenigswald & Clemens 1992). Mazza & Zafonte (1987) beschrieben den zweischichtigen Schmelz der Molaren von *Prolagus*, bezeichneten aber den irregulären Schmelz inkorrekterweise als Lamellenschmelz. Eine Verwechslung kann zwar im Querschliff erfolgen, aber im tangentialen Anschliff wird der Unterschied zwischen den beiden Schmelztypen deutlich.

Die Lagomorpha

Der untere Schneidezahn

Bei *Lepus europaeus* hat der untere Schneidezahn einen einschichtigen Schmelz, der in seiner ganzen Dicke von HSB gebildet wird (Abb. 10 und 11). Die HSB zeigen im Längsschnitt eine starke Inklination nach okklusal hin. Die Dicke der Bänder ist größer als bei allen Nagetieren und erscheint in den meisten Schliffen unregelmäßig, weil breite Übergangszonen jeweils dem einen oder anderen Band optisch zugerechnet werden. Die weitgehend transversale Ausrichtung der HSB wurde im tangentialen Schliff überprüft. Die regelmäßige Aufspaltung der HSB führt stellenweise zu Unregelmäßigkeiten. Da die längeren Querachsen der Prismen in den Bändern etwas gegensinnig geneigt sind, erscheint in tangentialen Anschliffen eine Wellenstruktur (Abb. 13), die Korvenkontio (1934) hervorgehoben hat.

Oryctolagus cuniculus zeigt wie *Lepus* durchgehende HSB in einem einschichtigen Schmelz. Bei *Hypolagus brachygnathus* durchdringen die transversal angeordneten HSB ebenfalls die ganze Schmelzdicke des unteren Inzisiven.

Mehrere untere Schneidezähne von *Palaeolagus* und *Megalagus* zeigen nur einen

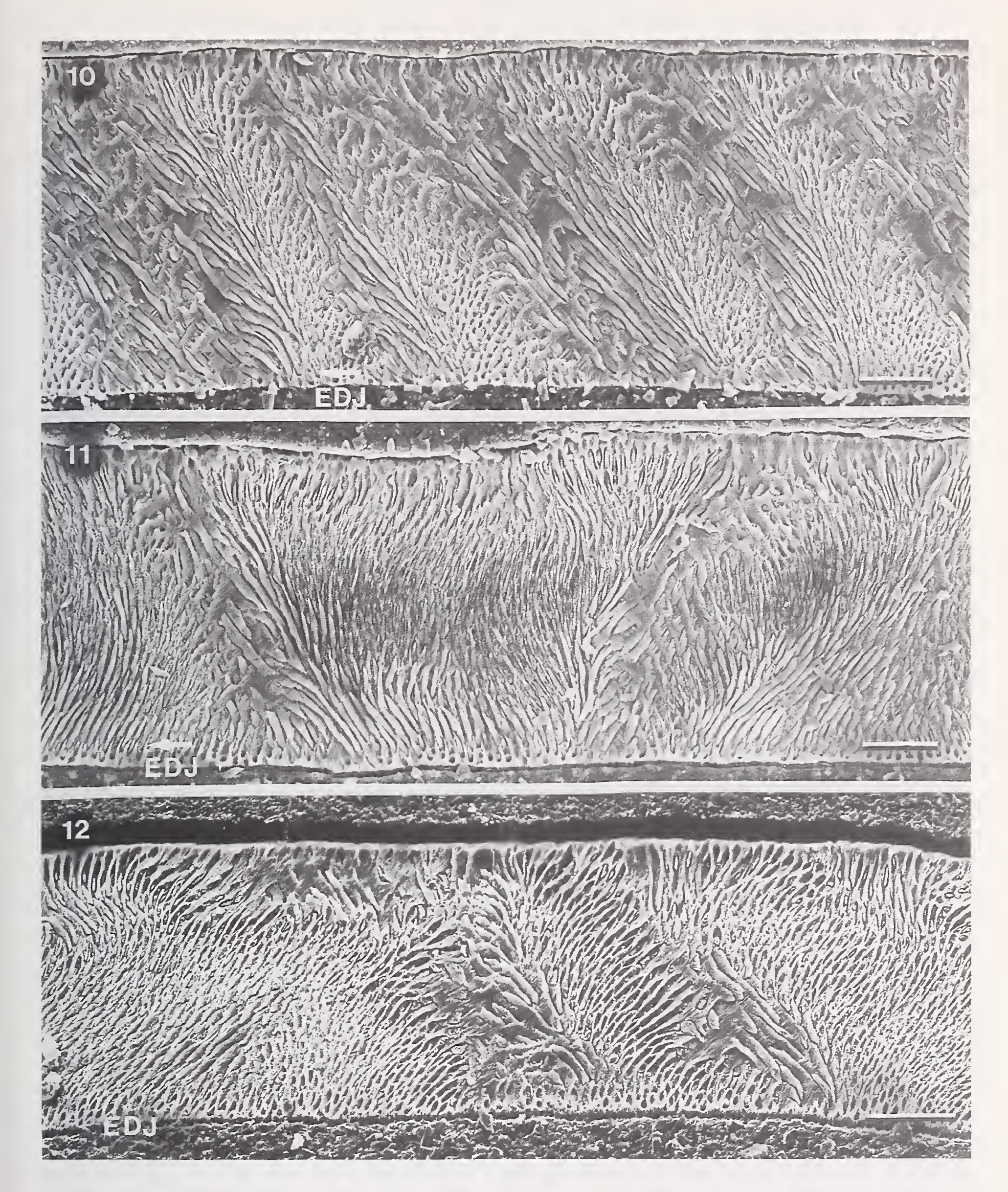


Abb. 10: *Lepus europaeus.* Längsschnitt durch den unteren Schneidezahn. Dicke Hunter-Schreger-Bänder durchziehen die Dicke des Schmelzbandes, sie haben eine starke Inklination zur Kaukante hin (Koe 30, 06522-24; Länge des Balkens 30 μm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze; der Pfeil weist in Richtung der Kaufläche).

Abb. 11: *Lepus europaeus.* Querschnitt durch einen I inf. Da die HSB nicht streng transversal angeordent sind, schneiden sie auch den Querschnitt (Koe 30, 06505-07; Länge des Balkens 30 μm).

Abb. 12: *Lepus europaeus.* Querschnitt durch den Schmelz des oberen Inzisiven. HSB durchdringen den Schmelz in seiner ganzen Dicke (Koe 30, 29362-64; Länge des Balkens 30 μm).

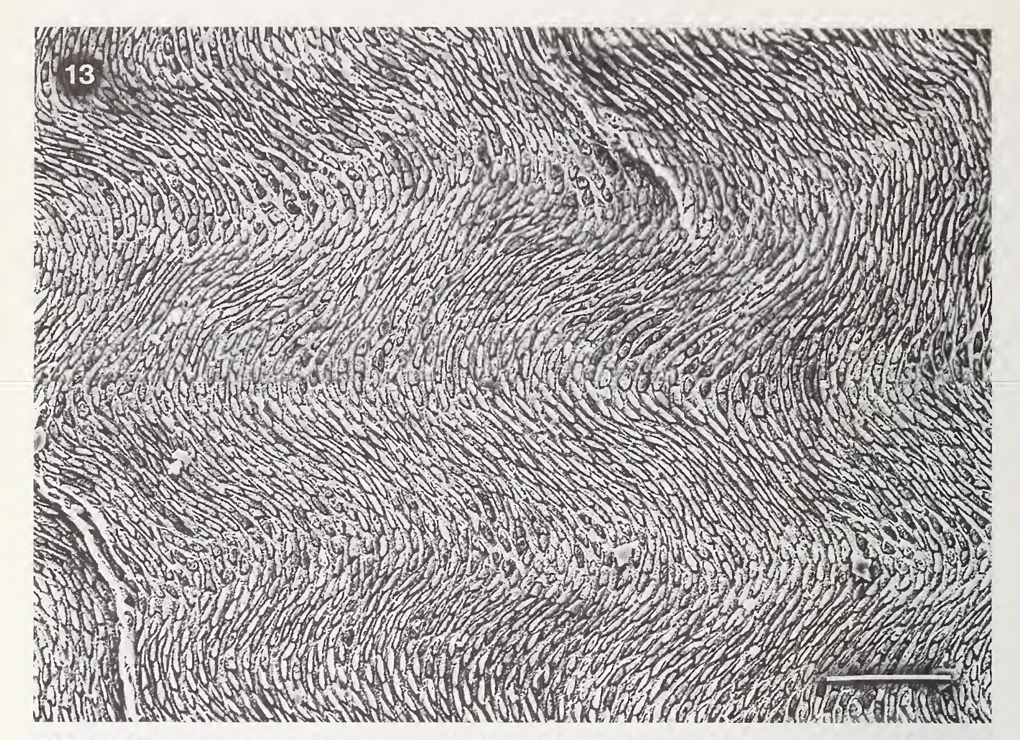


Abb. 13: *Lepus europaeus*. Im tangentialen Schliff durch den einschichtigen Schmelz des unteren Schneidezahnes erscheint das Wellenmuster, das durch die Schrägstellung der Prismen und die plattige IPM hervorgerufen wird. Die transversalen HSB liegen quer im Bild (Koe 30, 06521; Länge des Balkens 30 μm).

einschichtigen Schmelz mit durchgehenden HSB (Abb. 14). Der untere Schneidezahn eines unbestimmten Lagomorphen aus dem Unter-Miozän von Devon Field zeigt das *Lepus*-Schmelzmuster. Auch der Schmelz eines unteren Schneidezahnes, der mit großer Wahrscheinlichkeit der Gattung *Tachylagus* zugeordnet wird, zeigt in seiner ganzen Dicke durchgehende HSB (Abb. 15) und besitzt damit ebenfalls das *Lepus*-Schmelzmuster.

Von *Mytonolagus* sp. aus dem mittleren Eozän konnte ein unterer Schneidezahn, allerdings nur im Querschnitt, studiert werden. In diesem Schnitt sind HSB deutlich sichtbar, die transversal ausgerichtet sind und deutlich inkliniert stehen. Im oberen Inzisiv konnten ebenfalls durchgehende HSB beobachtet werden.

Die oberen Schneidezähne

Beide oberen Schneidezähen wurden bei *Lepus europaeus* und *Oryctolagus cuniculus* untersucht. Der große I^2 zeigt trotz seiner abweichenden Morphologie das gleiche Schmelzmuster wie der untere I mit durchgehenden inklinierten HSB (Abb. 12). Die transversale Ordnung der HSB geht im seitlichen Bereich verloren, so daß stellenweise eine irreguläre Überkreuzung von Prismenbündeln auftritt.

Der stiftförmige I^3 von *Lepus europaeus* besitzt auf zwei Seiten einen sehr dünnen Schmelz von etwa 25 μ Dicke. Der Schmelz wird nur von radialem Schmelz, in dem

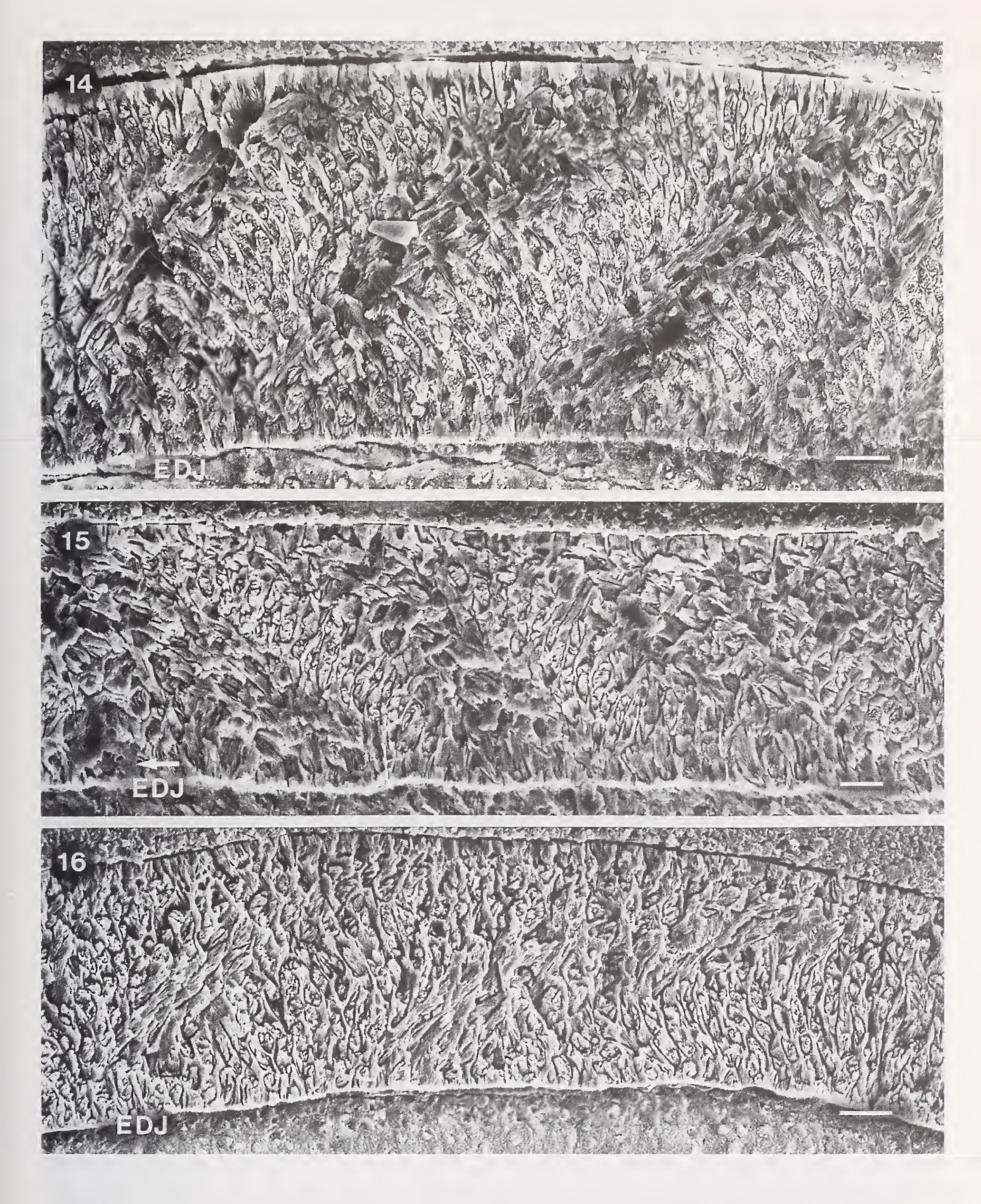


Abb. 14: *Palaeolagus* sp. Querschnitt durch den I inf. mit durchgehenden HSB. (Koe 668, 28850-52; Länge des Balkens 10 µm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze).

Abb. 15: ?*Tachylagus* sp. Längsschnitt durch den I inf. (Koe 1647, 21577-79; Länge des Balkens 10 µm; der Pfeil weist in Richtung der Kaufläche).

Abb. 16: *Mytonolagus* sp. Querschnitt durch den I sup. (Koe 1445, 28894-96; Länge des Balkens 10 µm).

die Prismen aber in Reihen zwischen IPM-Platten angeordnet sind, gebildet. Es muß allerdings angemerkt werden, daß in einem so dünnen Schmelz Prismenüberkreuzungen kaum möglich sind.

Die Übereinstimmung des Schmelzmusters im oberen Inzisiv mit dem des unteren wurde bei den anderen Leporiden, und zwar bei *Oryctolagus cuniculus*, *Hypolagus brachygnathus*, *Palaeolagus* sp. ebenso wie bei *Mytonolagus*, festgestellt (Abb. 16).

Die Prämolaren und Molaren der Leporiden

Das Schmelzband der Prämolaren und Molaren ist bei *Lepus*, *Ochotona*, *Hypolagus* und *Palaeolagus* in der Dicke stark differenziert. In den dünnsten Abschnitten ist die Prismenrichtung kaum zu ermitteln; wo es etwas dicker wird (Abb. 18), liegt radialer Schmelz vor. In den normal dicken Schmelzbandabschnitten zeigt der Schmelz zwei etwa gleichdicke Schichten. Innen liegt ein radialer Schmelz, in dem die IPM in Platten zwischen Prismenreihen steht, und ein irregulärer Schmelz außen. Es handelt sich um modifizierte HSB, bei denen die Lagen in kurze, stark verwundene Stücke aufge-

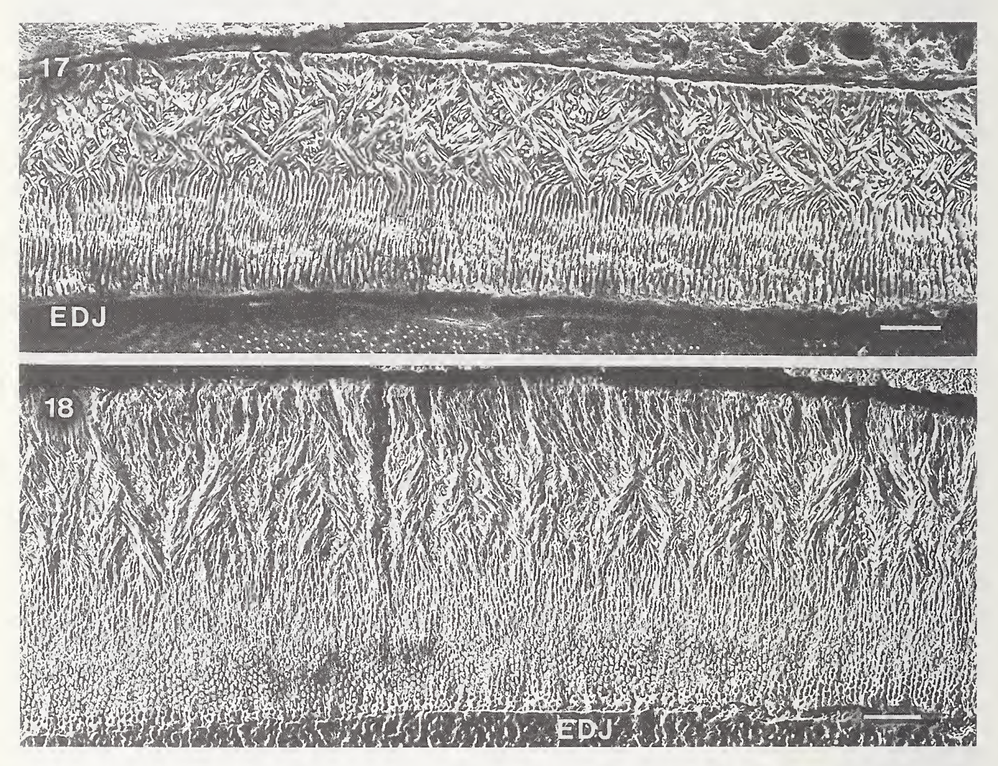


Abb. 17: *Prolagus oeningensis*. Dickes Schmelzband eines unteren Molaren. Über einer dicken Innenschicht von radialem Schmelz liegt ein irregulärer Schmelz (Koe 1060, 29374-75; Länge des Balkens 30 μm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze).

Abb. 18: *Oryctolagus cuniculus*. Dickes Schmelzband eines oberen Molaren mit radialem Schmelz innen und irregulärem Schmelz außen (Koe 1061, 293883-85; Länge des Balkens 30 μm).

löst sind, so daß sich Prismen-Bündel statt Lagen überkreuzen. Die Bündel sind bei *Lepus* und *Hypolagus* nach dem tangentialen Anschliff deutlich größer als die von *Prolagus.*

Diskussion

Bevor die Schmelzmuster der Lagomorpha mit denen anderer Säuger mit gliriformen Inzisiven verglichen werden, soll versucht werden, aus den oben vorgelegten Beobachtungen zunächst die charakterisierenden Merkmale und Unterschiede innerhalb der Lagomorpha herauszuarbeiten. Aus der Fülle der fossilen Hasen konnten zwar nur wenige Gattungen untersucht werden, doch stehen die belegten Gattungen in verschiedenen Unterfamilien und belegen unterschiedliche Entwicklungslinien. Deswegen sind aus der Übereinstimmung in den Schmelzmustern Verallgemeinerungen zulässig.

Die Leporidae

Bei den beiden Gattungen der rezenten Leporinae (*Lepus* und *Oryctolagus*) sind die Schmelzmuster der unteren und oberen Schneidezähne identisch. Der Schmelz in den großen Inzisiven ist einschichtig und wird von durchgehenden dicken HSB gebildet. Nur der dünne Schmelz des kleinen I^3 besteht aus radialem Schmelz.

Dieses Schmelzmuster wurde auch bei *Hypolagus* aus dem Pleistozän Europas, einem Vertreter der Archaeolaginae, gefunden. Auch die untersuchten Palaeolaginae, *Palaeolagus* aus dem Oligozän von Nebraska, ?*Tachylagus* aus dem Ober-Eozän von Montana und sogar *Mytonolagus* aus dem Mittel-Eozän von Wyoming weisen dieses Schmelzmuster auf. Damit bestätigt sich, daß die Palaeolaginae eine engere Beziehung zu den Leporinae haben als etwa zu den Ochotinidae (Thenius 1969). Eine Fortentwicklung im Schmelzmuster läßt sich in dem zu beobachtenden Zeitabschnitt für das Schmelzmuster nicht nachweisen. Damit zeigen die untersuchten Leporiden ein sehr einheitliches Schmelzmuster vom Eozän bis heute.

Aus dem frühen Auftreten dieses Schmelzmusters darf aber nicht abgeleitet werden, daß das einschichtige Schmelzmuster der Leporiden einen primitiven Merkmalszustand belegt. Diese Frage kann aber erst im Vergleich mit den Ochotoniden einerseits und anderseits mit den Rodentia und anderen Säugetieren mit gliriformen Inzisiven weiter unten diskutiert werden.

Die Ochotonidae

Die Ochotonidae unterscheiden sich im Schmelz der Schneidezähne von den Leporiden sowohl darin, daß die unteren und oberen Inzisiven ungleiche Schmelzmuster besitzen, als auch darin, daß jeweils ein großer Anteil der Schmelzdicke von radialem Schmelz gebildet wird. Damit sind die Schmelzmuster der Ochotoniden mehrschichtig.

In den unteren Inzisiven tritt als wichtiger Bestandteil ein radialer Schmelz als Innenschicht auf, der in seiner äußeren Zone in relativ schwach ausgebildete HSB übergeht. Der recht dünne tangentiale Außenschmelz, der bei *Ochotona* beobachtet wurde, scheint keine besondere Rolle zu spielen, da er z. B. bei *Prolagus* völlig fehlt.

Dieses Schmelzmuster der unteren Schneidezähne wurde in seiner Grundstruktur auch bei *Prolagus oenigensis* und *Lagopsis* sp. aus dem Miozän sowie bei *Piezodus* und *Titanomys* aus dem Ober-Oligozän aus Europa gefunden. In dem unteren Schneidezahn eines nicht determinierten Lagomorphen aus dem Mittel-Eozän von

Wyoming ist dieses Schmelzmuster ebenfalls belegt. Auch bei der stärker abgeleiteten Form *Prolagus sardus*, bei der die HSB in den unteren Inzisiven gut entwickelt sind, bleibt stets eine deutliche Zone mit radialem Schmelz erhalten. Damit ist das Schmelzmuster stets mehrschichtig.

In den oberen Schneidezähnen (I^2) dominiert der radiale Schmelz. Anstelle von HSB kommt es zur Ausbreitung von tangentialem Schmelz. Hier zeigt der stark abgeleitete *Prolagus sardus* aus dem Jungpleistozän von Sardinien eine Weiterentwicklung gegenüber den übrigen Ochotoniden. Jener Teil des inneren radialen Schmelzes, in dem sich bei *Ochotona* bereits eine leichte Schrägstellung der Prismenreihen bemerkbar macht, ist bei *Prolagus sardus* zu tangentialem Schmelz umgebildet. Ebenso hat sich die Tendenz beim äußeren radialen Schmelz verstärkt, denn dort wo er bei *Ochotona* bereits verdickt ist, nimmt er bei *Prolagus* die ganze Schmelzdicke ein. Daraus ergibt sich, daß das Schmelzmuster von *Prolagus* weiter entwickelt ist als bei den übrigen untersuchten Ochotoniden. Bei *Piezodus* sp. und *Titanomys* sp. scheint ein etwas anderer Trend vorzuliegen. Hier ist der Schmelz der oberen Inzisiven sehr dünn, und daher liegt im wesentlichen radialer Schmelz vor. Der tangentiale Außenschmelz ist unbedeutend. Auffallend ist, daß nirgendwo im Schmelzmuster der oberen Inzisiven Prismenüberkreuzungen oder HSB beobachtet wurden.

Im sehr dünnen Schmelz des I^3 von Ochotona wurde nur radialer Schmelz angetroffen. Auch hier stehen die Prismen in deutlichen Reihen getrennt von IPM-Platten.

Wichtig ist festzuhalten, daß bis auf ganz stark ausgedünnte Bereiche des Schmelzes das Schmelzmuster der Ochotoniden mehrschichtig ist und sich damit deutlich von dem einschichtigen Schmelzmuster der Leporiden unterscheidet. Damit erweist sich die Lehrbuchmeinung (z. B. Hartenberger 1985, Li & Ting 1985, Carroll 1988), nach der sich alle Lagomorpha durch einen einschichtigen Schmelz von den Rodentia mit einem zweischichtigen Schmelz in den Inzisiven unterscheiden sollen, als unzutreffend.

Vergleicht man die Schmelzmuster der Schneidezähne von Leporiden und Ochotoniden mit dem Schmelzmuster der Prämolaren und Molaren, so zeigt sich, daß die beiden Familien im Schmelzmuster der Backenbezahnung weitgehend übereinstimmen (Abb. 17 und 18). Dieses Schmelzmuster hat große Gemeinsamkeiten mit dem der Inzisiven bei den Ochotoniden. Die Leporiden weichen mit dem Schmelzmuster ihrer Schneidezähne stark davon ab.

Die Frage, ob das einschichtige Schmelzmuster der Leporidae primitiver ist als das mehrschichtige der Ochotonidae, kann zwar zu einem gewissen Grad aus den Lagomorpha selber erschlossen werden. Überzeugender wird die Argumentation allerdings, wenn man zum einen die Evolution der Schmelztypen bei den Säugetieren allgemein und zum anderen die Schmelzmuster der Säugetiere mit gliriformen Inzisiven betrachtet.

Gliriforme Inzisiven bei kleinwüchsigen Säugetieren

Außer den Lagomorpha haben noch weitere Säugetiere gliriforme Inzisiven, das heißt immerwachsende Frontzähne, die nur einseitig mit Schmelz belegt sind, entwickelt. Die umfangreichste Gruppe sind die Rodentia, bei denen nach dem „Glires-Konzept" diskutiert wird (McKenna 1982), ob die Entwicklung dieses Zahntyps ein synapomorphes Merkmal für Lagomorpha und Rodentia sein kann. Außer den

Rodentia sollen hier auch der Schmelz jener Formen unter den Multituberculata (Ptilodontoidea), Marsupialia (*Groeberia*), Hyracoidea (*Procavia*), Primates (*Daubentonia*), betrachtet werden, die in der Körpergröße etwa den Rodentia und Lagomorpha entsprechen. Die Mixodontia sind zwar von besonderem Interesse, aber in ihrem Schmelzmuster leider nur ungenügend bekannt.

Rodentia. — Die vielfältigen Modifikationen der Schmelzmuster in den Schneidezähnen der Rodentia (z. B. Koenigswald 1990, 1993) brauchen hier nicht beschrieben zu werden, sondern nur jene Aspekte, in denen sich die Rodentia von den Lagomorpha unterscheiden. Nach der klassischen Arbeit von Korvenkontio (1934) sowie Wahlert (1968) und Martin (1992) läßt sich bei den Nagern der Schmelz der Inzisiven überall in eine Portio interna (PI) und eine Portio externa (PE) unterteilen (Abb. 19). Die Abgrenzung zwischen den beiden Schichten ist viel schärfer als die Abgrenzung der Zonen bei *Ochotona*. Nur in sehr wenigen Ausnahmefällen kann die PE auch bei Nagetieren (z. B. *Heterocephalus* und *Tamquammys*) reduziert sein (Martin 1992, 1993).

Wichtiger als die Zahl der Schichten ist die einheitliche Beteiligung der Schmelztypen. Die PE wird stets aus radialem Schmelz gebildet, in dem die IPM zwischen den Prismen anastomosiert, aber nie Platten zwischen Prismenreihen bildet. Die PI wird dagegen von Hunter- Schreger-Bändern gebildet, in denen die IPM entweder parallel zu den Prismen oder in höheren Evolutionsniveaus im Winkel zu den überkreuzten Prismenlagen angeordnet ist. Das Dickenverhältnis der beiden Schichten kann sehr unterschiedlich sein. Die PE nimmt dabei selten mehr als 50% ein, kann aber auch sehr dünn werden (z. B. bei *Prosiphneus* mit nur etwa 10 %). Ganz außen liegt der prismenlose Außenschmelz (PLEX), der in der Regel übergangen wird, weil er meist nur hauchdünn ist. Die Lagen der Hunter-Schreger-Bänder in der PI überkreuzen sich stets in einem großen Winkel. Nach der Dicke der HSB, die geringer ist als bei den Lagomorpha, lassen sich die Großgruppen unterscheiden (Korvenkontio 1934, Wahlert 1968, Boyde 1978, Sahni 1985, Martin 1992). Multiseriale HSB sind bei den Caviomorpha und Hystricognatha verbreitet, während uniseriale HSB die Sciuromorpha und Myomorpha kennzeichnen. Die ursprünglichste Form, pauciseriale HSB, treten nur bei fossilen Gruppen auf.

Die ursprüngliche Ausrichtung der HSB ist transversal, das heißt quer zur Wachstumsachse des Zahns, in einigen Familien werden die HSB aber auch longitudinal mit und ohne zentrale Antiklinale ausgerichtetet (Wahlert & Koenigswald 1985, Koenigswald 1993, Bruijn & Koenigswald 1994). Unterschiede im Schmelzmuster zwischen oberen und unteren Schneidezähnen wurden bislang nur bei myomorphen Nagern gefunden, nicht aber bei Caviomorpha (Martin 1992) und Sciuromorpha. Wo Unterschiede zwischen unteren und oberen Schneidezähnen beobachtet wurden, erwiesen sich die unteren stets als die stärker abgeleiteten (Koenigswald 1993). Auch die kontinuierlich wachsenden Molaren der Nager, soweit Unterschiede zwischen unteren und oberen beobachtet werden konnten, lassen stets die progressiveren Merkmale in den unteren Bezahnungen erkennen (Koenigswald et al. 1994).

Das Schmelzmuster der Molaren unterscheidet sich bei den Rodentia in der Regel von dem der Schneidezähne. Besonders in hochkronigen Molaren wird der Schmelz in vielfältiger Weise differenziert (Koenigswald et al. 1994), erreicht aber meist nicht den Differenzierungsgrad der Schneidezähne.

Multituberculata, Marsupialia, Primates und Hyracoidea. — Bei den Multituberculata haben die Ptilodontoidea gliriforme Inzisiven entwickelt. Nach den Angaben zum Schmelz von Sahni (1979) und Carlson & Krause (1985) ist die Schmelzauflage zweischichtig, wobei die innere Schicht aus radialem Schmelz, die äußere aus tangentialem Schmelz besteht.

Unter den südamerikanischen Marsupialia hat unter anderen die palaeogene *Groeberia* ebenfalls diesen Zahntyp entwickelt (Pascual et al. 1986). Koenigswald & Pascual (1990) haben im unteren Schneidezahn ein zweischichtiges Schmelzmuster festgestellt, das innen von tangentialem und außen von radialem Schmelz gebildet wird.

Daubentonia madagaskariensis, ein rezenter Lemur aus Madagaskar, besitzt als Primate kontinuierlich wachsende Schneidezähne mit einseitiger Schmelzauflage. Der zweischichtige Schmelz (Abb. 20) wird innen von gut ausgebildeten HSB (Koenigswald & Pfretzschner 1987) gebildet, die etwa 80% der Schmelzdicke einnehmen. Er wird von einem dünnen radialen Schmelz überlagert.

Bei der hyracoiden *Procavia* sind nur die oberen Schneidezähne kontinuierlich wachsend. Die einseitige Schmelzauflage ist einschichtig und wird nur aus radialem Schmelz gebildet (Abb. 21). Es ist die bisher einzige Form, bei der der Schmelz keine weiteren Differenzierungen aufweist (Koenigswald 1988).

Demnach tritt ein zweischichtiger Schmelz nicht nur bei den Rodentia auf. Aber die meisten der hier betrachteten Gruppen mit mehrschichtigem Schmelz unterscheiden sich in der Anordnung der Schmelztypen innerhalb des Schmelzmusters.

Jüngst wurde *Tribosphenomys* als ältester Vertreter der Rodentia aus dem Grenzbereich Palaeozän-Eozän beschrieben (Meng et al. 1994). Sein Schmelz ist zwar auch zweischichtig, zeigt aber weder in der Innenschicht noch in der Außenschicht eine Prismenüberkreuzung und damit keine HSB. In der Außenschicht weisen die Prismen lediglich eine größere Inklination auf. Da zweischichtiger Schmelz mehrfach entwickelt wurde, würde dieses Argument nur dann auf eine Beziehung zu den Rodentia hinweisen, wenn HSB in der Innenschicht anzutreffen sind.

Die Polarität in der Entwicklung des Schmelzes

Entwicklungstendenzen können im Schmelz auf verschiedenen Ebenen betrachtet werden (Koenigswald & Clemens 1992). Um die Evolutionshöhe der verschiedenen, hier betrachteten Formen abschätzen zu können, besonders um zu entscheiden, ob der einschichtige Schmelz der Leporiden primitiver sei als der mehrschichtige Schmelz bei den Rodentia (Hartenberger 1985, Li & Ting 1985), können einerseits die verschiedenen Schmelztypen miteinander verglichen werden. Andererseits soll der Einbau zusätzlicher Schmelztypen im Schmelzmuster betrachet werden, um daraus Argumente für die Entwicklungsrichtung abzuleiten.

Abb. 19: *Gerbillus campestris*, Cricetidae, rezent. Längsschnitt durch den unteren Schneidezahn. Die Portio interna wird von uniserialen HSB gebildet, die Portio externa von radialem Schmelz (Koe 42, 29339-40; Länge des Balkens 30 μm; EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze; der Pfeil weist in Richtung der Kaufläche).

Abb. 20: *Daubentonia madagaskariensis*, Lemuridae, rezent. Längsschnitt durch den unteren Schneidezahn mit gleichmäßigen HSB. Die dünnen hervortretenden Streifen sind die Zwischenzone zwischen den HSB. Der radiale Schmelz außen nimmt nur 20% ein (Koe 275, 29341-343; Länge des Balkens 100 μm).

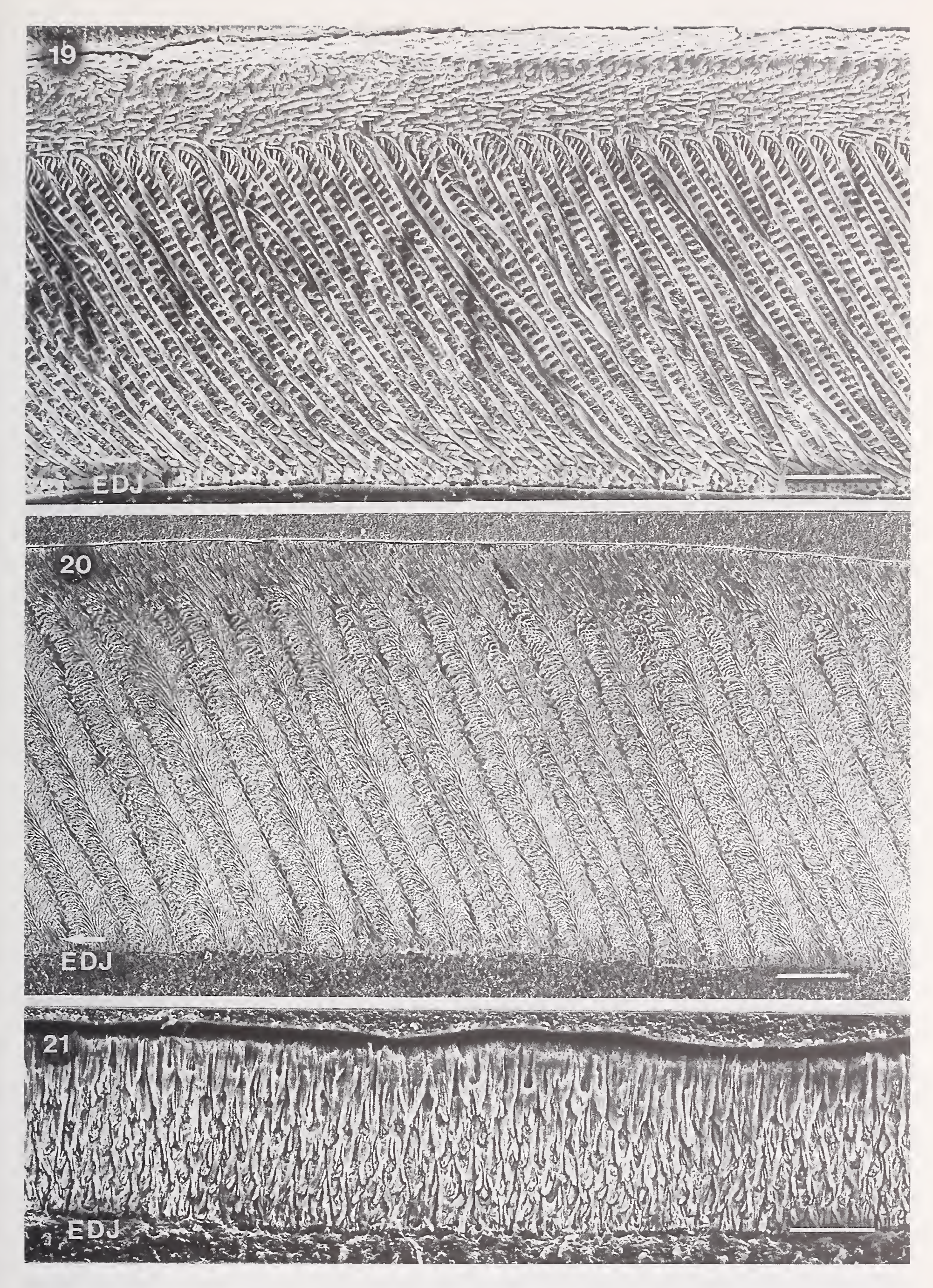


Abb. 21: *Procavia capensis*, Hyracoidea, rezent. Querschnitt durch das Schmelzband des oberen Inzisiven, das von radialem Schmelz gebildet wird und dem eine dünne prismenlose Außenschicht (PLEX) auflagert (Koe 921, 29368-70; Länge des Balkens 30 µm).

Differenzierung der Schmelztypen. — Der radiale Schmelz muß, zumindest im Bereich kaenozoischer Säuger, als ursprünglich angesehen werden, weil dieser Schmelztyp bei vielen Proteutheria, Lipotyphla und ursprünglichen Primaten ausschließlich vorhanden ist. Ein weiteres Argument für diese Bewertung ist die Beobachtung, daß der Fossilbericht mehrfach gezeigt hat, wie sich andere Schmelztypen aus radialem Schmelz entwickeln.

Durch seitliches Absinken ursprünglich radial gestellter Prismen entsteht der tangentiale Schmelz. Das wurde in den Molaren der Arvicoliden beobachtet (Koenigswald 1980) und kann jetzt auch in der Innenzone der oberen Schneidezähne der Ochotoniden etwa zwischen den Zuständen bei *Prolagus oeningensis* einerseits und *Prolagus sardus* andererseits gezeigt werden.

Aus radialem Schmelz entstehen durch immer größer werdende Prismenüberkreuzung Hunter-Schreger-Bänder. Das wurde unter anderem für die Lipotyphla bei *Erinaceus*, bei den frühen Primaten bei *Pleasiadapis* (Clemens & Koenigswald 1991) und für die „Condylarthra" bei den Arctocyoniden gezeigt (Koenigswald et al. 1987). In dieses Bild passen auch die unteren Inzisiven der Ochotoniden, wo sich in einem radialen Schmelz die HSB mit einer geringen Prismenüberkreuzung abzeichnen, bei *Prolagus sardus* aber ausweiten. Dabei setzt die Bildung der HSB keine bestimmte Ausrichtung der IPM voraus.

Radialer Schmelz ist aber keineswegs nur primitiv, sonst würde er nicht vielfach in den Schmelzmustern hochentwikelter Säugetierbezahnungen vorkommen. Er hat seine eigene, biomechanisch wichtige Funktion, weil die Prismen, die die Kaufläche in einem großen Winkel durchdringen, den Schmelz recht resistent gegen den Abrieb machen (Rensberger & Koenigswald 1980, Boyde & Fortelius 1986, Koenigswald & Clemens 1992).

Differenzierung des Schmelzmusters. — Zwei ganz unterschiedliche Wege, zusätzliche Schichten im Schmelzmuster einzubauen, können im Fossilbericht beobachtet werden. Beispiele bieten einerseits die Molaren der Arvicoliden (Rodentia) und andererseits die Molaren vieler herbivorer Großsäuger beim Übergang zur Hochkronigkeit.

Die hochkronigen Molaren der Arvicoliden sind sehr eingehend an fossilem und rezentem Material untersucht worden (Koenigswald 1980, Rabeder 1981). Innerhalb der Gattung *Mimomys* tritt während des Ober-Pliozäns eine Differenzierung des Schmelzmusters durch den Einbau von HSB auf. Bei *Mimomys occitanus* wird das ganze Schmelzband in der Kaufläche von radialem Schmelz gebildet. Bei den etwas jüngeren Formen treten (uniseriale) HSB als Mittellage im radialen Schmelz auf. Damit teilen sie diesen in einen inneren und äußeren radialen Schmelz. Die Zahl der Schmelzprismen springt somit von 1 auf 3. Der Streifen der HSB leitet sich in der folgenden Zeit nach innen aus und unterdrückt den inneren radialen Schmelz. Im vollentwickelten Schmelzmuster der Molaren, etwa bei *Mimomys pliocaenicus*, nehmen die HSB etwa die Hälfte der Schmelzdicke ein. Dadurch wird der Schmelz zweischichtig, und die zeitliche Abfolge der Zahl der Schichten geht von 1 über 3 auf 2 zurück.

Da das Schmelzmuster in den beschriebenen luvseitigen Schmelzbandabschnitten der Molaren bei den Arvicoliden mit den Schneidezähnen fast exakt übereinstimmt, liegt es nahe, einen ähnlichen Bildungsmodus für diese, wie für die Nagetiere allge-

mein, anzunehmen (Koenigswald 1985). Auch bei den Arctocyoniden (Proteutheria) werden primitive HSB ebenfalls als Mittellage innerhalb des radialen Schmelzes eingebaut (Koenigswald et al. 1987).

Einen völlig anderen Modus, nach dem eine zusätzliche Schmelzschicht in ein bereits differenziertes Schmelzmuster eingebaut werden kann, hat Pfretzschner (1993) für die Molaren der Equiden gezeigt. Mit der Entwicklung der Hochkronigkeit wird zwischen die Schmelz-Dentin-Grenze und die HSB ein „modifizierter Radialschmelz" geschoben und mit der Zeit ausgeweitet. Er kann den Einbau auch biomechanisch wegen der Konzentration vertikaler Spannungen an der Schmelz-Dentin-Grenze sinnvoll erklären. Die IPM nimmt einen Teil der Kräfte auf und ist deswegen ebenso dick wie die Prismen. Beide Bauelemente stehen im rechten Winkel zueinander. Überzeugend an der Interpretation ist, daß der gleiche Umbau des Schmelzmusters bei zahlreichen großwüchsigen Herbivoren, unter anderem bei Perissodactlya, Artiodactyla und sogar bei *Diprotodon* (Marsupialia) beobachtet wird, sobald die Zähne hochkronig werden. Es ist allerdings noch nicht klar, wie weit die Körpergröße bzw. die Dimensionen der Zähne eine Rolle spielen und ob diese Beobachtungen auch auf Kleinsäuger übertragen werden dürfen.

Bewertung der Evolutionshöhe in den Schmelzmustern der Lagomorpha

Auf den ersten Blick erscheint es geradezu überflüssig zu diskutieren, welches der Schmelzmuster ursprünglich sei, das einschichtige Schmelzmuster der Leporiden, das zweischichtige Schmelzmuster der Rodentia oder das mehrschichtige der Ochotoniden. Nach der Zahl der Schichten wurde argumentiert und das Schmelzmuster der Leporiden entsprechend als ursprünglich gegenüber den Rodentia bewertet (Hartenberger 1985, Li & Ting 1985, Flynn 1994, Meng et al. 1994). Aber nachdem an den Arvicoliden gezeigt werden konnte, daß die bloße Zahl der Schmelzschichten keine Aussagekraft über Entwicklungshöhe besitzt, muß diese Frage auch für die Lagomorpha neu diskutiert werden. Zur Zahl der Schichten gehört unbedingt die Identifizierung der beteiligten Schmelztypen.

Innerhalb einer Dentition können verschiedene Zähne unterschiedlich hoch entwickelte Schmelzmuster besitzen. Dabei kann der Erfahrungswert gelten, daß je stärker die morphologische Differenzierung einer Zahngruppe ist, desto größer ist die Chance, daß auch Besonderheiten im Schmelz zu beobachten sind. Deswegen sind bei den Rodentia die niederkronigen Molaren im Schmelzmuster wesentlich einfacher als die Schneidezähne. Erst mit zunehmender Hochkronigkeit differenziert sich auch in den Molaren das Schmelzmuster.

Die rezenten Lagomorphen haben kontinuierlich wachsende Molaren, aber bei den fossilen Formen zeigen die Ochotoniden zum Teil erst eine partielle Hypsodontie. Auffallend ist nun innerhalb der Lagomorpha, daß sowohl die untersuchten Ochotoniden wie Leporiden ein sehr ähnliches Schmelzmuster in den Molaren besitzen, nämlich eine Innenzone aus radialem Schmelz und außen HSB bzw. einen anderen abgeleiteten Schmelztyp.

Wenn die größte Schmelzmusterdifferenzierung in den morphologisch stark abgeleiteten Zähnen zu erwarten ist, dann ist es wahrscheinlich, daß das Schmelzmuster der Schneidezähne bei den Leporiden gegenüber dem der Prämolaren und Molaren abgeleitet ist, auch wenn es einschichtig ist. Bei den Ochotoniden haben die Inzisiven

etwa das gleiche Schmelzmuster wie die Backenzähne und damit das weniger abgeleitete, auch wenn es mehrschichtig ist. Die Alternative wäre wesentlich unwahrscheinlicher, nämlich daß sich gerade in den Schneidezähnen der Leporiden das ursprüngliche Schmelzmuster erhalten hat, während das Schmelzmuster der Backenzähne den gleichen evolutiven Schritt wie die Ochotoniden in Backen- und Schneidezähnen gemacht hätte.

Es wurde gezeigt, daß radialer Schmelz weniger abgeleitet ist als HSB. Damit könnten die Ochotoniden einen Teil dieses ursprünglichen Schmelztyps im Schmelzmuster bewahrt haben. Andererseits haben die Untersuchungen von Pfretzschner (1993) gezeigt, daß radialer Schmelz auch bei Großsäugern als zusätzliches Bauelement in das Schmelzmuster eingefügt wird. Die Anordnung der IPM zeigt sogar gewisse Ähnlichkeiten. Damit könnte man theoretisch auch vom Schmelzmuster der Leporiden zu dem der Ochotoniden gelangen. Nun zeigt sich aber gerade bei *Prolagus sardus*, daß der Trend umgekehrt verläuft, nämlich daß bei dieser stark abgeleiteten Form die HSB sich auf Kosten des radialen Schmelzes ausweiten. Die Winkelstellung der Prismen innerhalb der HSB nimmt auch zu. Es ist daher auch von den Schmelztypen her anzunehmen, daß HSB, die die ganze Schmelzdicke ausfüllen, das stärker abgeleitete Schmelzmuster darstellen. Ein weiteres Detail zeigt, daß der radiale Schmelz bei den Ochotoniden nicht erst später eingebaut wurde. Die plattige IPM, die im radialen Schmelz zwischen den Prismenreihen steht, bleibt auch vorwiegend plattig, wenn sich die HSB ausbilden. Auch bei *Lepus* ist diese plattige IPM im Bereich der HSB erhalten, was die charakteristische Wellenstruktur im tangentialen Schliff verstärkt (Abb. 13). Demnach sprechen viele Argumente dafür, daß sich das Schmelzmuster der Leporiden aus jenem früher Ochotoniden entwickelt hat. Mindestens seit dem Eozän liegt das *Lepus*-Schmelzmuster in seiner abgeleiteten Form bereits vor. Über den Ursprung werden möglicherweise neue Lagomorphenfunde aus dem frühen Eozän von Kyrgyzstan (Averianov pers. Mitt.) Aufschluß geben.

Damit wird deutlich, daß es unsinnig ist, die bloße Zahl der Schmelzschichten im Schmelzmuster als Argument für die Entwicklungshöhe anzusehen, aber unter Berücksichtigung der beteiligten Schmelztypen ist eine Abschätzung der Entwicklungshöhe durchaus möglich.

Unter den angeführten Säugetieren mit gliriformen Schneidezähnen hat allein *Procavia* einen einschichtigen Schmelz aus einem kaum abgeleiteten Schmelztyp, nämlich aus radialem Schmelz. Damit liegen recht ursprüngliche Verhältnisse vor.

Ein mehrschichtiges Schmelzmuster hat sich bei Säugern mit gliriformen Inzisiven mehrfach entwickelt, bei den Ptilodontoidea, *Groeberia*, *Daubentonia*, Rodentia und bei Ochotonidae. Meist unterscheiden sich aber die Formen in der Kombination und Position der Schmelztypen. So liegen im zweischichtigen Schmelz der Rodentia die HSB immer auf der Innenseite (PI), während der radiale Schmelz auf der Außenseite liegt. Eine sehr ähnliche Kombination wurde parallel bei *Daubentonia madagaskariensis* entwickelt. Bei den Ochotoniden, die nach der hier vorgelegten Interpretation das für Lagomorpha weniger abgeleitete Schmelzmuster haben, ist die Position der Schmelztypen umgekehrt. Deswegen läßt sich aus dem Schmelzmuster keine engere Beziehung zwischen Lagomorpha und Rodentia ableiten.

Tabelle 1: Zahl der Schichten (= Zahl) und die beteiligten Schmelztypen im Schmelzmuster der gliriformen Inzisiven von Logomorpha und anderen kleineren Säugetieren.

Taxon	Zahl	Schmelztypen innen	Mitte	außen
Ochotona div. sp. I inf	2-3	radial	HSB	tangential
Prolagus sardus I inf	2	radial		HSB
Ochotona div. sp. I sup	2	radial		tangential
Prolagus sardus I sup	1-3	<------------ tangential tangential <----------	radial radial tangential	------------> radial tangential ----------->
Lepus europaeus I inf u. I sup	1	<-------------	HSB	------------->
Oryctolagus cuniculus I inf u. I sup.	1	<-------------	HSB	------------->
Palaeolagus sp. I inf u. I sup	1	<-------------	HSB	------------->
Tachylagus sp. I inf	1	<-------------	HSB	------------->
Mytonolagus sp. I inf	1	<-------------	HSB	------------->
RODENTIA (alle Gruppen) I inf u. I sup	2	HSB		radial
Daubentonia madagas. I inf u. I sup	2	HSB		radial
PTILODONTOIDEA (Multitub.) I inf	2	radial		tangential
Groeberia (Marsupialia) I inf	2	tangential		radial
Procavia capensis (Hyracoidea) I sup	1	<------------	radial	------------>

Die Zahl der Schmelzschichten spielt auch eine besondere Rolle bei der Diskussion der verwandtschaftlichen Verhältnisse zwischen den Rodentia und den Lagomorpha sowie deren Beziehungen zu den Mixodontia des Alttertiärs. *Rhombomylus* mit seinem einschichtigen Schmelzmuster (mit durchgehenden HSB) dürfte demnach nicht primitiver sein als *Eurymylus* mit einem zweischichtigen Schmelzmuster. Leider sind aber die beteiligten Schmelztypen bei *Eurymylus*, *Heomys* und anderen Mixodontia ungenügend identifiziert. Die hier vorgelegten Ergebnisse zeigen, daß zwar die Zählung der Schmelzschichten allein unzureichend ist, aber zusammen mit einer Bestimmung der beteiligten Schmelztypen durchaus zuverlässig Unterschiede und Beziehungen zwischen Gruppen deutlich werden läßt.

Ergebnisse

Innerhalb der Lagomorpha lassen sich die beiden großen Familien, die Ochotoniden einerseits sowie die Leporiden (Leporinae, Archaeolaginae und Palaeolaginae), am Schmelzmuster der Inzisiven unterscheiden. Während das Schmelzmuster der Leporiden einschichtig ist, zeigen die Ochotoniden ein mehrschichtiges Schmelzmuster.

Bei den Leporiden zeigen obere und untere Schneidezähne das gleiche Schmelzmuster, bei den Ochotoniden kommt es dagegen zu gewissen Unterschieden.

Der Schmelz der Schneidezähne wird bei den Leporiden in seiner ganzen Dicke von HSB durchzogen. Dagegen ist der Schmelz der Ochotonidae mehrschichtig. In den unteren Inzisiven liegt ein radialer Schmelz auf der Innenseite, der in seiner äußeren Hälfte in schwach ausgebildete HSB übergeht. Eine Zone aus tangentialem Schmelz, der in eine PLEX übergeht, schließt den Schmelz nach außen ab. In den oberen Inzisiven zeigt der radiale Schmelz keine HSB, weist aber innen wie außen die Tendenz, in tangentialen Schmelz überzugehen. Auch der äußere tangentiale Schmelz wird stellenweise verbreitert.

Beide Schmelzmuster lassen sich seit dem Eozän in Nordamerika nachweisen. In dem untersuchten Material tritt das Leporiden-Schmelzmuster erstmals bei *Mytonolagus* sp. aus dem Mitteleozän von Wyoming und einem *Tachylagus* zugeordneten Zahn aus dem Ober-Eozän von Montana auf. Auch *Palaeolagus* aus dem Oligozän Nebraskas zeigt dieses Schmelzmuster.

Das Ochotoniden-Schmelzmuster wurde bei einem undeterminierten Zahn aus dem Mittel-Eozän von Wyoming gefunden und ist bei den Ochotoniden des Ober-Oligozäns, *Piezodus* und *Titanomys* gut belegt. *Prolagus sardus* aus dem Pleistozän zeigt eine Differenzierung, die über das Maß der anderen Ochotoniden rezent und fossil hinausgeht.

Das mehrschichtige Schmelzmuster der Ochotoniden unterscheidet sich vom zweischichtigen Schmelzmuster der Rodentia grundsätzlich in der völlig anderen Position des radialen Schmelzes.

Eine Auszählung der Schichten ergibt keinen Hinweis auf die Entwicklungshöhe, falls nicht die beteiligten Schmelztypen identifiziert werden können. Aus dem Vergleich der Evolutionstrends im Niveau der Schmelztypen und der Schmelzmuster ergibt sich, daß das einschichtige Schmelzmuster der Leporiden mit durchgehenden HSB gegenüber dem der Ochotonidae abgeleitet ist. Das mehrschichtige Schmelzmuster der Ochotoniden hat nicht dasselbe Evolutionsniveau erreicht. Das Schmelzmuster der Leporiden dürfte sich aus dem Schmelzmuster früher Ochotoniden durch den Ausbau eines abgeleiteten Schmelztyps, der Hunter-Schreger-Bänder, entwickelt haben.

Schlußbemerkung

Diese Studie soll am Beispiel der Lagomorphen zeigen, daß die Struktur des Schmelzes eine Vielzahl von Merkmalen bietet, die ähnlich wie die meisten morphologischen Merkmale eine Evolution durchmachen und in ihrer Evolutionsrichtung bestimmt werden können. Schmelzuntersuchungen sollen morphologische Analysen ergänzen, nicht ersetzen. Wenn man sich vergegenwärtigt, wie wenige Merkmalskomplexe man wirklich quer durch alle Gruppen - fossil und rezent - verfolgen kann, dann dürften diese zusätzlichen Merkmale durchaus willkommen sein. Da Zähne tief im Kiefer nach genetischen und epigenetischen Informationen gebildet werden, spielen äußere Einflüsse auf die Struktur eine untergeordnete Rolle, es sei denn, sie sind durch die Selektion im Erbgut gefestigt worden.

Jochen Niethammer, dem dieser Band gewidmet ist, hat das Potential der Schmelzuntersuchungen bereits geahnt, als die überzeugenden Ergebnisse noch ausstanden.

Großzügig hat er mir in der Anfangsphase und später immer wieder entscheidendes Material aus seiner Sammlung zur Verfügung gestellt. Bis zu seinem tragischen Unfall hat er wiederholt Teilergebnisse kritisch diskutiert.

Danksagung

Schmelzuntersuchungen sind abhängig von Originalmaterial, das z. T. auch zerstört werden muß. Deswegen gilt mein herzlicher Dank in erster Linie all den Kolleginnen und Kollegen, die geholfen haben, das erforderliche Material aus den von ihnen betreuten Sammlungen zur Verfügung zu stellen. Im Zusammenhang mit dieser Arbeit sind besonders zu nennen: M. R. Dawson aus Pittsburgh, M. Erbajwea aus Ulan-Ude, R. D. Guthrie aus Fairbanks, K. Heißig aus München, M. Hugeney aus Lyon, K. Kowalski aus Krakau, H. Moeller aus Heidelberg, J. Niethammer aus Bonn, Li Chuankuei aus Peking, G. Storch aus Frankfurt und E. Tchernov aus Jerusalem. Weiter danke ich meinen bewährten Mitarbeitern Frau D. Kranz und Herrn G. Oleschinksi für die Anfertigung der Fotos und Tafeln.

Zusammenfassung

Innerhalb Lagomorpha lassen sich die Ochotonidae von den Leporidae (Leporinae, Archaeolaginae, Palaeolaginae) am Schmelz der Schneidezähne unterscheiden. Dem einschichtigen Schmelz der Leporiden steht ein mehrschichtiger Schmelz bei den Ochotoniden gegenüber. Damit wird die Lehrmeinung umgeworfen, daß der Schmelz in den Inzisiven aller Lagomorphen einschichtig und nur bei den Rodentia zweischichtig sei. Die Zählung der Schichten ist aber nur aussagefähig, wenn die beteiligten Schmelztypen identifiziert werden. An der Anordnung der Schmelztypen läßt sich der mehrschichtige Schmelz bei den Ochotoniden eindeutig von dem zweischichtigen Schmelz der Rodentia unterscheiden. Die beiden Schmelzmuster der Leporidae wie der Ochotonidae lassen sich im Fossilbericht bis in das Eozän verfolgen. Aufgrund eines Vergleichs mit der Schmelzentwicklung bei anderen Säugetieren wird die Polarität bei der Ausbildung von Schichten im Schmelzmuster diskutiert. Der einschichtige Schmelz der Leporiden wird gegenüber dem mehrschichtigen Schmelzmuster der Ochotoniden (und Rodentia) als abgeleitet bewertet.

Literatur

Boyde, A. (1978): Development of the structure of the enamel of the incisor teeth in the three classical subordinal groups of the Rodentia. — Pp. 43—58 in Butler, P. M. & K. A. Josey (eds.): Development, function and evolution of teeth. London, New York, San Fancisco.

Boyde, A. & M. Fortelius (1986): Development, structure and function of rhinoceros enamel. — Zool. J. Linn. Soc. 87: 181—214.

Bruijn, H. de & W. v. Koenigswald (1994): Early Miocene rodent faunas from the eastern Mediterranean area. Part V. The genus *Enginia* (Muroidea) with a discussion of the structure of the incisor enamel. — Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Paleont. 97 (4): 381—405.

Carlson, S. J. & D. W. Krause (1985): Enamel ultrastructure of multituberculate mammals: an investigation of variability. — Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan 27: 1—50.

Carroll, R. (1988): Vertebrate Paleontology and Evolution. — New York (Freeman).

Clemens, W. A. & W. v. Koenigswald (1991): *Purgatorius*, Plesiadapiformes, and evolution of Hunter-Schreger bands. — J. Vert. Paleont. 11 (3), # 43.

Flynn, L. J. (1994): Roots of rodent radiation. — Nature 370: 97—98.

Hartenberger, J.-L. (1985): The order Rodentia: Major questions on their evolutionary origin, relationships and suprafamilial systematics. — Pp. 1—33 in Luckett, W.P. & J.-L. Hartenberger (eds.): Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. Plenum, New York.

Koenigswald, W. v. (1980): Schmelzmuster und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). — Abh. Senckenb. naturf. Ges. 539: 1—129.

Koenigswald, W. v. (1985): Evolutionary trends in the enamel of rodent incisors. — Pp. 403—422 in Luckett, W. P. & J. L. Hartenberger (eds.): Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. Plenum, New York.

Koenigswald, W. v. (1988): Enamel modification in enlarged front teeth among mammals and the various possible reinforcements of the enamel. — In: Russell, D. E., J. P. Santoro & D. Sigogneau-Russell (eds.): Teeth revisited: Proceedings of the VIIth international symposium on dental morphology, Paris 1986. Mém. Mus. natn. Hist. nat. C 53: 148—165.

Koenigswald, W. v. (1990): Ein ungewöhnliches Schmelzmuster in den Schneidezähnen von *Marmota* (Rodentia, Mammalia). — N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 190: 53—73.

Koenigswald, W. v. (1993): Die Schmelzmuster in den Schneidezähnen der Gliroidea (Gliridae und Seleviniidae, Rodentia, Mammalia) und ihre systematische Bedeutung. — Z. Säugetierk. 58: 92—115.

Koenigswald, W. v. (1994): Differenzierungen im Zahnschmelz der Marsupialia im Vergleich zu den Verhältnissen bei den Placentalia (Mammalia). — Berl. Geowiss. Abh. (Krebs Festschr.) E 13: 45—81, 7 Taf.

Koenigswald, W. v. & W. A. Clemens (1992): Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. — Scanning Microscopy 6: 195—218.

Koenigswald, W. v. & R. Pascual (1990): The schmelzmuster of the Paleogene South American rodentlike marsupials *Groeberia* and *Patagonia* compared to rodents and other Marsupialia. — Paläont. Z. 64: 345—358.

Koenigswald, W. v. & H. U. Pfretzschner (1987): Hunter-Schreger-Bänder im Zahnschmelz von Säugetieren: Anordnung und Prismenverlauf. — Zoomorphology 106: 329—338.

Koenigswald, W. v., J. M. Rensberger & H. U. Pfretzschner (1987): Changes in the tooth enamel of early Paleocene mammals allowing increased diet diversity. — Nature 328: 150—152.

Koenigswald, W. v., M. Sander, M. Leite, T. Mörs & W. Santel (1994): Functional symmetries in the schmelzmuster and morphology in rootless rodent molars.— Zool. J. Linn. Soc. 110: 141—179.

Korvenkontio, V. A. (1934): Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven unter Hinweis auf die Schmelzstruktur der Backenzähne. — Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo 2: 1—274, 47 Taf.

Li, C. & S.-Y. Ting (1985): Possible phylogenetic relationship of Asiatic eurymylids and rodents, with comments on mimotonids. — Pp. 35—58 in Luckett, W. P. & J.-L. Hartenberger (eds.): Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. Plenum, New York.

Martin, T. (1992): Schmelzmikrostruktur in den Inzisiven alt- und neuweltlicher hystricognather Nagetiere. — Palaeovertebrata Mém. Extraord. 1992: 1—168, 12 Taf.

Martin, T. (1993): Early rodent incisor enamel evolution: Phylogenetic implications. — J. of Mammlian Evolution 1 (4): 227—254.

Mazza, P. & F. Zafonte (1987): Phyletic and ecologic considerations on the Gargano (Southern Italy) *Prolagus* (Ochotonidae, Lagomorpha, Mammalia). — Boll. Soc. Paleontol. Ital. 26: 221—231, 3 pl.

McKenna, M. C. (1982): Lagomorph interrelationships. — Geobios 6: 213—223.

Meng, J., A. R. Wyss, M. R. Dawson & R. Zhai (1994): Primitive fossil rodent from Inner Mongolia and its implications for mammalian phylogeny. — Nature 370: 134—136.

Pascual, R., A. A. Carlini, & L. J. M. De Santis (1986): Dentition and ways of life in cenocoic South American rodent-like marsupials. Outstanding examples of convergence. — In: Russell, D. E., J.-P. Santoro & D. Sigogneau-Russell (eds.): Teeth revisited: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology, Paris 1986. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Ser. C 53: 217—226.

Pfretzschner, H. U. (1993): Enamel microstructure in the phylogeny of Equidae. — J. Vert. Paleont. 13: 342—349.

Rabeder, G. (1981): Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älteren Pleistozän von Niederösterreich. — Beitr. Paläont. Österr. 8: 1—373, 194 Abb., 15 Taf.

Rensberger, J. M. & W. v. Koenigswald (1980): Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. — Paleobiology 6: 477—495.

Sahni, A. (1979): Enamel ultrastructure of certain North American cretaceous mammals. — Palaeontographica 166: 37—49, 5 Taf.

Sahni, A. (1985): Enamel structure of early mammals and its role in evaluating relationships among rodents. — Pp. 133—150 in Lukett, W. P. & J. L. Hartenberger (eds.): Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis. Plenum, New York.

Thenius, E. (1969): Phylogenie der Mammalia, Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). — Handbuch der Zoologie VIII/2: 723 S., 715 Abb. De Gruyter, Berlin.

Tomes, J. (1850): On the structure of the dental tissues of the order Rodentia. — Phil. Trans. Roy. Soc. 1850: 529—567.

Wahlert, J. H. (1968): Variability of rodent incisor enamel as viewed in thin section, and the microstructure of the enamel in fossil and recent rodent groups. — Breviora, Museum of Comparative Zoology 309: 1—18.

Wahlert, J. H. & W. v. Koenigswald (1985): Specialized enamel in incisors of eomyid rodents. — Amer. Mus. Novitat. 2832: 1—12.

Prof. Dr. W. v. Koenigswald, Institut für Paläontologie der Universität Bonn, Nussallee 8, D-53115 Bonn.